Beiträge zur Kenntnis der Fortpflanzung beim Weibchen der ovoviviparen Schabe *Leucophaea maderae* (Fabr.) (Orthoptera).

Inaugural - Dissertation

der

Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Bern

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

Franz Engelmann

aus Deutschland

Druck der Buchdruckerei W. Gosses KG. Freudenstadt/Württ.
1957

Von der philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät nach Begutachtung durch Herrn Prof. Dr. M. Lüscher auf Antrag des Herrn Prof. Dr. F. E. Lehmann angenommen.
Bern, den 28. Februar 1957

Der Dekan:
Prof. F. G. HOUTERMANS

Von der Fakultät genehmigte gekürzte Fassung. Diese gekürzte Fassung enthält nur Inhaltsverzeichnis, Zusammenfassung und Literaturverzeichnis der ausführlichen Arbeit.

Die ausführliche Arbeit wird wie folgt erscheinen:
Der I. Teil im Biologischen Zentralblatt, 77 (1958)
Der II. Teil im Journal of Insect Physiology, 1 (1957)

BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DER FORTPFLANZUNG BEIM WEIBCHEN DER OVOVIVIPAREN SCHABE *LEUCOPHAEA MADERAE* (FABR.) (ORTHOPTERA).

von

FRANZ ENGELMANN

INHALT

I. Bau und Funktion des weiblichen Geschlechtsapparates bei der ovoviviparen Schabe *Leucophaea maderae* (Fabr.) und einige Beobachtungen über die Entwicklung.
1. Einleitung.
2. Material und Technik.
3. Einige Beobachtungen zur Larvenentwicklung.
4. Der Bau des weiblichen Geschlechtsapparates.
   a) Die Ovarien.
   b) Der Ovidukt und die Receptacula seminis.
   c) Die Bursa copulatrix.
   d) Die Anhangsdrüsen.
   e) Der Uterus.
   f) Die Vagina mit den Gonapophysen.
5. Die Bildung des Eikokons.
   a) Die Kokonbildung im Normalfall.
   b) Die Kokonbildung beim jungfräulichen Weibchen.
   c) Die Bedeutung der Anhangsdrüsen für die Kokonbildung.
6. Beobachtungen über die intrauterine Entwicklung.
7. Zusammenfassung.
8. Literaturverzeichnis.

II. Die Steuerung der Ovarfunktion bei der ovoviviparen Schabe *Leucophaea maderae* (Fabr.).

1. Einleitung.
2. Methoden und Technik.
3. Der Zyklus der Ovar-Aktivität.
4. Der Zyklus der Corpora allata-Aktivität.
5. Experimentelle Analyse der Steuerung des Ovarialzyklus.
   a) Die Wirkung der Corpora allata auf die Eireifung.
   b) Die Steuerung der Corpora allata vom Gehirn aus.
   c) Der Einfluß des Eikokons auf Gehirn und Corpora allata.
6. Diskussion.
   a) Die Wirkung der Eier auf die Corpora allata.
   b) Die Wirkung des Gehirns auf die Corpora allata.
7. Zusammenfassung.
8. Literaturverzeichnis.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Leucophaea, eine in ganz Afrika verbreitete ovovivipare Schabe (Rehn 37), durchläuft normalerweise 8 Larvenstadien. Bei schlechter Ernährung werden jedoch mehr Häutungen durchgemacht. Das letzte Stadium, die Nymphe, ist trotz schlechter Ernährung größer, wenn mehr Stadien durchlaufen werden.

2. Der weibliche Geschlechtsapparat von Leucophaea besteht aus zwei Ovarien; zwei Ovidukten, in deren unpaaren caudalen Teil die paarigen Receptacula seminis münden; der Bursa copulatrix mit zwei paarigen und einer unpaaren Anhangsdrüse; dem Uterus und der Vagina mit drei Paaren von Gonapophysen.

3. In der Bursa copulatrix finden sich viele Drüsen, durch deren Sekret die Spermatophore vermutlich aufgeweicht wird.

4. Die Uterusinnenfläche ist pro mm^2 mit ca. 70 Papillen bedeckt, auf deren Apikalflächen Kanäle münden, die in drüsenartigen Zellen ihren Ursprung haben. Diese Papillenkanäle stehen vielleicht mit einem Stoffaustausch oder Stofftransport zwischen Embryo und Muttertier in Zusammenhang.

5. Aus dem Sekret der drei Anhangdrüsen, das sich gleichmäßig vermischt, wird der Kokon gebildet.

6. Die Gonapophysen sorgen dafür, daß die Mikropylenseite der Eier frei von Sekret bleibt.

7. Bei jungfräulichen Weibchen reifen in den Ovarien die Eier in der gleichen Zeit wie bei begatteten Weibchen. Es wird jedoch kein normaler Kokon gebildet; die Eier werden nur lose zusammengepackt und abgestoßen.

8. Nach teilweiser Extirpation der Anhangsdrüsen wird ein normaler Kokon geformt, solange mindestens eine der Drüsen intakt bleibt. Bei vollständiger Extirpation entsteht kein Kokon und die Eier werden nicht in den Uterus retrahiert, sondern abgestoßen.

9. Der Wassergehalt der Eier nimmt im Verlauf der Entwicklung zu, während die Trockensubstanz abnimmt.

10. Die stark entwickelten Pleuropodien (Anhänge des ersten Abdominalsegmentes, die den Thoraxextremitäten homolog sind) produzieren wahrscheinlich ein Enzym, das einen Teil des Chorions und der Serosacuticula auflöst.

11. In durchschnittlich 33 Tagen reifen nach der Metamorphose die Eier in den Ovarien. Während der Trächtigkeit, die etwa 74 Tage dauert, reifen keine Eier. Sofort nach der Geburt der Jungen werden die Ovarien jedoch wieder aktiv und die nächsten Eier erreichen in durchschnittlich 22 Tagen ihre Ovulationsgröße. Nur während der Eireifungsperiode sind die Anhangdrüsen des Geschlechtsapparates aktiv und produzieren große Mengen Sekret.

12. Während jeder Eireifungsperiode sind die Corpora allata aktiv; in der Trächtigkeitsperiode aber inaktiv. Sie haben also parallel mit den Ovarien einen Aktivitätszyklus.

13. Die Aktivierung der Ovarien und der Anhangsdrüsen erfolgt unabhängig von einander durch die C. allata.

14. Die C allata werden während der Trächtigkeit vom Protocerebrum aus gehemmt. Die Hemmung erfolgt nervös durch den medianen Cardiacumnerv. Das Durchschneiden dieses Nervs führt zur Aktivierung der C. allata und anschließend zu einer Aktivierung der Ovarien und Anhangsdrüsen.

15. Das Hemmzentrum für die C. allata liegt wahrscheinlich in der Nähe der Protocerebralbrücke oder des Zentralkörpers des Protocerebrums.

16. Eine Nervenverbindung vom Unterschlundganglion zum C. allatum muß intakt bleiben, damit eine Aktivierung der C. allata zustande kommen kann. Vermutlich wirkt dieser Nerv stimulierend.

17. Transplantierte C. allata verbleiben etwa in dem Aktivitätsgrad, in dem sie sich bei der Explantation befanden. Aktive C. allata bleiben aktiv und inaktive C. allata bleiben inaktiv oder werden selbst bei langer Versuchsdauer nur schwach aktiv.

18. Wird ein Eipaket dem Uterus entnommen, so werden die C. allata rasch aktiviert und infolge dieser Aktivierung reifen in den Ovarien die nächsten Eier. Die Eier im Uterus hemmen also die C. allata.

19. Bei Kastration bleiben die C. allata dauernd aktiv, da die Hemmung durch Eier oder durch das Eipaket fehlt.

20. Eier oder Embryonen, in die Leibeshöhle implantiert, hemmen die C. allata fast so stark, wie wenn sie sich im Uterus befänden. Paraffinblöcke, Agarblöcke und Muskulatur, in die Leibeshöhle implantiert, hemmen im Gegensatz zu Eiimplantaten die C. allata nicht. Die Eier wirken also stofflich auf die C. allata ein (indirekt über das Gehirn).

21. Nach einer Ovulation geht auch von den proximalen Teilen der Ovariolen d. h. vom Corpus luteum eine hemmende Wirkung auf die C. allata aus.

22. Eier, die bei einer Ovulation in den Ovarien zurück bleiben und dort allmählich resorbiert werden, hemmen die C. allata in derselben Weise wie befruchtete Eier, die sich im Uterus befinden. Es ist daher anzunehmen, daß die Hemmsubstanz vom Dottersystem geliefert wird.

23. Die experimentelle Analyse der Abhängigkeit der Ovarfunktion vom Trächtigkeitszyklus bei Leucophaea hat ergeben, daß die Eier im Uterus einen Stoff abgeben, der direkt oder indirekt auf das Gehirn einwirkt. Dadurch werden die Allata-Zentren im Protocerebrum veranlaßt auf nervösem Wege die C. allata zu hemmen. Diese geben kein gonadotropes Hormon mehr ab. Infolgedessen unterbleibt das mit der Einlagerung von Dotter verbundene Wachstum der Eier in den Ovarien und die Anhangsdrüsen bleiben inaktiv. Nach einer Geburt oder nach experimenteller Entfernung des Eipaketes fällt der stoffliche Einfluß der Eier weg, die Allata-Zentren im Protocerebrum sind nicht mehr beeinflußt und hemmen die C. allata-Tätigkeit nicht mehr. Die C. allata werden infolge eines stimulierenden Nerveneinflusses vom Subösophagialganglion aktiviert und produzieren gonadotropes Hormon, das auf die Ovarien und Anhangsdrüsen einwirkt. In den Ovarien wachsen unter Einlagerung von Dotter die Eier heran und die Anhangsdrüsen produzieren Sekret, das später zur Bildung des Eikokons dient.

BRUNET, P. C. J.: The formation of the ootheca by *Periplaneta americana*. Quart, J. micr. Sci. **92**, 113–127 (1951) – CAZAL, P.: Les glandes endocrines rétro-cérébrales des insectes. (Etude morphologique). Bull. Biol. Fr. Belg. Suppl. **32**, 1–227 (1948) – DUPONT-RAABE, M.: Contribution à l'étude du rôle endocrine du cerveau et notamment de la pars intercerebralis chez les Phasmides. Arch. Zool. exp. gén. **89**, 128–138 (1952) – ENGELMANN, F. und LÜSCHER, M.: Zur Frage der Auslösung der Metamorphose bei Insekten. Naturwiss. **43**, 43–44 (1956) – HAGAN, H. R.: Embryology of the viviparous insects. The Ronald Press Company New York (1951) – HUBER, F.: Sitz und Bedeutung nervöser Zentren für Instinkthandlungen beim Männchen von *Gryllus campestris* L. Z. Tierpsychol. **12**, 12–48 (1955) – JOLY, P.: La fonction ovarienne et son contrôle humoral chez les *Dytiscides*. Thèse de la Faculté des Sciences, Paris (1945). – KAISER, P.: Histologische Untersuchungen über die Corpora allata und Prothoraxdrüsen der Lepidopteren in bezug auf ihre Funktion. Roux Arch. **144**, 99–131 (1949) – NAYAR, K. K.: The structure of the corpus allatum of *Iphita limbata* (Hemiptera). Quart. J. micr. Sci. **97**, 83–88 (1956) – PALM, N. B.: Sexual differences in size and structure of the corpora allata in some insects. K. Svenska Vetenskapsakad. Handl. Ser. IV. (1949) – PFEIFFER, I. W.: Effect of the corpora allata on the metabolism of adult female grasshoppers. J. exp. Zool. **99**, 183–233 (1945) – PFLUGFELDER, O.: Austausch verschieden alter Corpora allata bei *Dixippus morosus* Br. Z. wiss. Zool. **153**, 108–135 (1940). – ROTH, L. M. and WILLIS, E. R.: The reproduction of cockroaches. Smiths. Misc. Coll. **122**, No 12, 1–49 (1954). – Water content of cockroach eggs during embryogenesis in relation to oviposition behavior. J. exp. Zool. **128**, 489–509 (1955). – SCHARRER, B.: Neurosecretion. XI. The effect of the nerve section on the intercerebralis-cardiacum-allatum system of the insect *Leucophaea maderae*. Biol. Bull. **102**, 261–272 (1952). – SLIFER, E. H.: A cytological study of the pleuropodia of *Melanoplus differentialis* (Orthoptera, Acrididae) which furnishes new evidence that they produce the hatching enzyme. J. of Morph. **63**, 181–196 (1938). – THOMAS, T.: The life history of the greenhouse roach. Proc. Louisiana Acad. Sci. **12**, 59–65 (1949) – THOMSEN, E.: The gonadotropic hormones in the Diptera. Bull. Biol. Fr. Belg. Suppl. **33**, 68–80 (1948) – Functional significance of the neurosecretory brain cells and the corpus cardiacum in the female blow fly, *Calliphora erythrocephala* Meig. J. exp. Biol. **29**, 137–172 (1952). – VOGT, M.: Weiteres zur Frage der Artspezifität gonadotroper Hormone. Untersuchungen an *Drosophila*-Arten. Roux Arch. **141**, 424–454 (1942) – VOY, A.: Contribution à l'étude anatomique et histologique des organes accessoires de l'appareil génitaux femelle des quelques espèces d'Orthopteroides. Ann. Sci. Nat. Paris **11**, 269–345 (1949) – WIGGLESWORTH, V. B.: The functions of the corpus allatum in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). J. exp. Biol. **25**, 1–14 (1948) – WYK, van L. E.: The morphology and histology of the genital organs of *Leucophaea maderae* (Fabr.) (Blattidae, Orthoptera). J. Ent. Soc. South Africa **15**, 3–62 (1952).

CURRICULUM VITAE.

Am 19. Dezember 1928 wurde ich in Kenzingen (Baden) als deutscher Staatsbürger geboren. Im Sommer 1949 bestand ich am Gymnasium in Rastatt (Baden) das Abitur. Von 1950 bis 1951 war ich an der Universität Freiburg/Brsg. immatrikuliert, wo ich Vorlesungen und Praktika in Zoologie bei den Professoren KOEHLER, LÜDTKE und BIRUKOW besuchte. Im Winter 1951 immatrikulierte ich mich an der Universität Basel und hörte Vorlesungen in Zoologie bei den Professoren und Dozenten A. PORTMANN, R. GEIGY, E. HANDSCHIN, H. MISLIN, M. LÜSCHER und H. NÜESCH. Seit Wintersemester 1954/55 bin ich an der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Bern immatrikuliert, wo ich Vorlesungen in Zoologie bei den Professoren F. E. LEHMANN, M. LÜSCHER und S. ROSIN hörte. Meine Dissertation entstand unter Leitung von Herrn Prof. Dr. M. LÜSCHER. Seit Wintersemester 1954/55 bin ich Forschungsassistent bei Herrn Prof. Dr. M. LÜSCHER.